한국동물분류학회지 제12권 제2호
The Korean Journal of Systematic Zoology
Vol. 12, No. 2: 121-136 (June 1996)

한국산 털보톡토기상과(톡토기목, 곤충강)의 계통과 종분화

박 경 화 · 김 진 태 · 이 병 훈
(전북대학교 생물과학부)

적 요

톡토기목 가운데 털보톡토기상과에 속하는 3개 과의 종들간의 유연관계를 조사하기 위하여 이들 과에 속하는 3종 및 인접 상과에 속하는 3과 4종에 대해 유전자분석을 실시하였다. 이를 위해서 전기영동을 실시하고 대립유전자빈도를 구한 후 유전적차이치(D)를 이용하여 UPGMA 방법으로 dendrogram을 작성하였다. 그 결과 분절아목 중 털보톡토기상과에 속하는 마디톡토기과, 털보톡토기과 및 가시톡토기과의 종들이 함께 유집되었고, 인접상과인 보라톡토기과, 어리톡토기과 및 혹무늬톡토기과의 종들이 함께 유집되었다. 한편 가시톡토기과의 종은 털보톡토기과의 종과, 그리고 혹무늬톡토기과의 종은 보라톡토기과의 종과 가깝게 유집이 되기는 하나, 이들 종간의 유전적 차이값이 매우 높아 일부 학자의 견해대로 한 과에 속하는 두 아과로 놓기 보다는 별개의 과로 두는 것이 타당하다고 판단되었다. 아울러 굴톡토기는 어리톡토기과와 유집되기는 하나 유전적 차이가 크므로 독립된 과로서의 성격이 인정된다. 이 결과는 형태형질 및 18S rDNA 염기서열을 분석한 결과와도 대체로 일치하였다.

Key words: Phylogeny, Insecta, Collembola, Arthropleona, Entomobryoidea, Allozyme

서 론

톡토기목(Collembola)은 학자에 따라 아목과 과의 수를 다양하게 나누고 있으며, 관점에 따라 계통에 대한 해석도 달라 여러가지 분류체계가 혼동되고 있는 상황이다(Maynard, 1951;

본 연구는 1991-1993년도 한국과학재단 연구비(과제번호 91-0500-12-1-3) 및 1995년도 기초과학육성연구비(BSRI-95-4428) 지원에 의해 수행되었음.

Paclt, 1956; Salmon, 1964; Cassagnau, 1971; Uchida, 1971; Massoud, 1976; Yosii, 1977). 이중 아목과 과분류에 있어서 가장 최근에 제시된 Yosii(1977)의 체계에 의하면 톡토기목은 몸의 마디가 분명한 분절아목(Suborder Arthropleona Börner, 1901)과 보통 배 마디들이 유합되어 마디가 분명하지 않은 합절아목(Suborder Symphypleona Börner, 1901)으로 나뉘고 분절아목은 다시 몸통의 마디들이 서로 비슷한 톡토기상과(Superfamily Poduroidea Womersley, 1933)와 몸의 마디들이 비슷하지 않으며 앞가슴이 다소 퇴화된 털보톡토기상과(Superfamily Entomobryoidea Womersley, 1933)로 나뉜다. 이중 톡토기상과내에는 물톡토기과(Family Poduridae Lubbock, 1870), 어리톡토기과(Family Onychiuridae Börner, 1913), 보라톡토기과(Family Hypogastruridae Börner, 1913) 및 혹무늬톡토기과(Family Neanuridae Börner, 1913)가 속하며, 털보톡토기상과에는 털보톡토기과(Family Entomobryidae Tömösvary, 1882), 가시톡토기과(Family Tomoceridae Börner, 1913) 및 마디톡토기과(Family Isotomidae Börner, 1913)가 속해 있다. 그런데 위의 여러 학자들의 계통수중 톡토기상과내에서 보라톡토기과가 어리톡토기과에 가깝다는 주장(Yosii, 1961; Salmon, 1964)과 오히려 혹무늬톡토기과에 가깝다는 주장(Paclt, 1956; Cassagnau, 1971; Uchida, 1971; Massoud, 1976)이 있으며, 털보톡토기상과에서도 Paclt(1956)와 Massoud(1976)는 털보톡토기과가 가시톡토기과와 가깝다고 보았으나 Salmon(1964), Uchida(1971)등은 오히려 가시톡토기과가 마디톡토기과와 더 가깝다고 보아 이들간의 상호유연관계가 확립되어 있지 않은 상태이다. 더구나 Christiansen 및 Bellinger(1980)는 혹무늬톡토기과와 보라톡토기과를 보라톡토기과 내의 각각의 아과로 두고 있으며, 가시톡토기과도 털보톡토기과내의 하나의 아과로 두고 있어 많은 혼란이 따르고 있다. 이와같이 여러가지 분류방식에 따라 세워진 계통수는 모두 진화분류학적 관점에서 주관적으로 얻은 것이어서 다양하게 제시되고 있다.

따라서 본 연구에서는 전기영동에 의한 효소유전자분석 방법을 사용하여 털보톡토기상과에 속하는 과의 종들간의 유연관계를 알아보고, 아울러 이들과는 다른 상과인 톡토기상과에 속하는 4종에 대해서도 같은 방법을 적용하여 톡토기중 분절아목에 속하는 과들간의 계통수를 작성하고자 하였다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 각 종들의 목록 및 채집지역은 Table 1과 같다. 채집은 대개 습기가 많은 낙엽낙지층(litter 층)이나 퇴비에서 붓이나 흡충관을 이용하여 직접 채집하거나, 토양시료를 채취한 후 실험실로 운반하여 Berlese 깔때기를 이용하여 추출하였다. 이렇게 얻은 표본들은 입체해부현미경하에서 종별로 분류한 후 -70°C 초저온냉동기에 넣어 보관하거나, 직접 사육하면서 전기영동의 재료로 사용하였다.

동위효소 분석은 Selander 등(1971) 및 Ayala 등(1972)의 방법을 사용하여 수평전분전기영동법을 실시하였다. 이때 분석한 동위효소와 buffer system은 Table 2와 같다. 각 분류군의 유전자형을 분석하여 유전자당 평균대립인자수($\bar{A}$), 다형형빈도($\bar{P}$) 및 이형접합자빈도($\bar{H}$)의 실측치($\bar{H}_o$) 와 이론치($\bar{H}_e$)를 얻어 유전적 변이정도를 비교하였다. 또한 NTSYS program (Rohlf, 1990)을 이용하여 Cavalli-Sforza와 Edwards(1967)의 유전적차이치(chord D) 및 Prevosti의 유전적차이치(D)(Wright, 1978)를 구하였다. 이들 D값으로 Sneath 및 Sokal(1973)의 방법에 따라 UPGMA에 의한 dendrogram을 작성하여 각 분류군의 유전적 근

Table 1. Collection localities of Korean Collembola used for electrophoresis.

TAXA	COLLECTION LOCALITIES
Suborder Arthropleona(분절아목)	
Superfamily Entomobryoidea(털보톡토기상과)	
Family Isotomidae(마디톡토기과)	
Isotoma choi Lee,1977 (조마디톡토기)	Mt. Kŏnjisan, Chŏnju-shi, Chŏllabuk-do Prov.
Family Entomobryidae(털보톡토기과)	
Homidia koreana Lee and Lee,1981 (고려털보톡토기)	Mt. Kŏnjisan, Chŏnju-shi, Chŏllabuk-do Prov.
Family Tomoceridae(가시톡토기과)	
Tomocerus kinoshitai Yosii, 1954 (기노시다톡토기)	Mt. Kŏnjisan, Chŏnju-shi, Chŏllabuk-do Prov.
Superfamily Poduroidea(물톡토기상과)	
Family Hypogastruridae(보라톡토기과)	
Hypogastrura dolsana Lee and Kim, 1995 (돌산 보라톡토기)	Pangjukp'o Tolsan-ŭp, Yŏch'ŏn-gun, Chŏllanam-do Prov.
Gulgastrura reticulosa Yosii, 1966 (굴톡토기)	Sanho-dong-gul Cave, Chŏngsŏn-gun, Kangwŏn-do Prov.
Family Onychiuridae(어리톡토기과)	
Onychiurus gangjinensis Lee and Kim, 1995 (강진 어리톡토기)	P'hilbong, Gangjin-myŏn, Imshil-gun, Chŏllabuk-do Prov.
Family Neanuridae(혹무늬톡토기과)	
Crossodonthina koreana Yosii and Lee, 1963 (고려빗살무늬톡토기)	Daea-ri, Wanju-gun, Chŏllabuk-do Prov.

연관계를 알아보았다.

이렇게 얻어진 결과는 이미 시행된 형태형질을 분지분석한 결과 및 18S rDNA 염기서열을 분석한 결과(Lee *et al.*, 1995)와 서로 비교하여 일치성 여부를 조사하였다.

결 과

털보톡토기상과에 속하는 과의 종들간의 유연관계 및 분절아목 전반에 대한 계통을 세우기 위하여 6개 과에 속하는 7종에 대해 전기영동을 실시하였다. 모두 12개 효소에서 19개의 유전자를 검출하여 집단별 대립인자빈도를 구한 결과는 Table 3과 같다. 본 실험결과 *Gulgastrura reticulosa*의 경우 *LAP I*, *IDH*(13.3%)를 제외한 나머지 유전자(86.7%)는 변이가 없이 모두 동일한 대립인자였고, *Hypogastrura dolsana*는 *PGI*, *G6PD I*, *G6PD II*, *CAT I*, *CAT II* 유전자(29.4%)만 변이가 없었고 나머지 유전자(70.6%)는 다형현상을 보였다. 또한 *Onychiurus gangjinensis*는 *PGI*, *G6PD II*, *MPI*, *CAT I*, *MDH I*, *ME*(37.5%)를 제외한 나머지 유전자(62.5%)가 변이없이 모두 동일한 대립인자였고, *Crossodonthina koreana*의

Table 2. Buffer systems used to resolve 12 different enzyme activities in 7 species of 6 families of Collembola (Insecta).

E.C. Number	Enzyme	Locus	Buffer system*
1.1.1.37	Malate dehydrogenase	*MDH I*	C
		MDH II	
		MDH III	
1.1.1.40	Malic enzyme	*ME*	C
1.1.1.42	Isocitrate dehydrogenase	*IDH*	C
1.1.1.49	Glucose-6-phosphate dehydrogenase	*G6PD 1*	A
		G6PD II	
1.6.99.2	Menadione reductase	*MNR I*	A, C
		MNR II	
1.11.1.6	Catalase	*CAT 1*	B
		CAT II	
3.1.1.1	Esterase	*EST I*	A
		EST II	
3.1.3.1	Alkaline phosphatase	*ALP*	B
3.1.3.2	Acid phosphatase	*ACP*	B
3.4.11.1	Leucine aminopeptidase	*LAP I*	A
		LAP II	
5.3.1.8	Mannose-6-phosphate isomerase	MPI	A
5.3.1.9	Phosphoglucose isomerase	*PGI*	A

*A: Lithium hydroxide (LiOH, pH 8.3), B: Discontinuous tris citrate (Poulik, pH 8.0), C:Continuous tris citrate (TC, pH 6.2)

경우는 *G6PD II*, *ALP*, *CAT I*, *CAT II* 등 4개의 유전자(25.0%)를 제외한 나머지 유전자(75.0%)가 다형현상을 보였다. 또한 *Isotoma choi*의 경우 *G6PD I*, *ACP*, *LAP I*, *CAT I*, *CAT II*, *ME*, *EST I*, *EST II* 및 *MNR I*은 변이없이 동일한 대립인자였고(52.9%), 나머지는 다형현상을 보였다(47.1%). *Homidia koreana*는 *MPI*, *CAT I*, *MNR I*만 변이가 없었고(18.8%), 나머지 유전자는 다형현상을 보였으며(81.3%), *Tomocerus kinoshitai*는 *MPI*, *LAP I*, *CAT I*, *IDH*, *EST II* 및 *MNR I*은 변이없이 동일한 대립인자였고(33.3%), 나머지는 다형현상을 보였다(66.7%)(Table 3, Fig. 1). 특히 *Tomocerus kinoshitai*의 경우는 *MDH* 유전자에서 조사한 139개체 중 3개의 band를 가지는 개체가 136개체이고 나머지 3개체는 5-6개의 band를 가지는 것으로 보아 이들의 분자구조는 dimer이고, 2개의 유전자가 존재하는 것으로 예상된다. *Homidia koreana*의 경우는 조사한 98개체 중 1개체에서만 3개의 band를 관찰할 수 있었다. 조사한 전체 19개 유전자중 *Gulgastrura*, *Hypogastrura* 및 *Crosssodonthina*는 ME^{g} 대립인자를 공유하고 있었으며, *Hypogastrura*와 *Onychiurus*는 ME^{j}를, *Hypogastrura*와 *Crossodonthina*는 $MDH\ I^{f}$를, *Gulgastrura*와 *Onychiurus*는 $MDH\ I^{g}$ 대립인자를 공유하였다. 또한 분절아목중 털보톡토기상과에 속하는 *Isotoma*, *Homidia* 및 *Tomocerus*는 $G6PD\ II^{d}$, $G6PD\ II^{f}$, $MNR\ II^{h}$ 대립인자를 공유하였으며 *Homidia*와 *Tomocerus*는 $G6PD\ I^{c}$, $G6PD\ I^{f}$, $MDH\ I^{h}$ 및 $MNR\ II^{i}$ 대립인자를, *Isotoma*

Table 3. Allele frequencies obtained from 7 species in 6 families of Collemobla (Insecta).

Locus	allele \ Taxa	*Tomocerus kinoshitai*	*Homidia koreana*	*Isotoma choi*	*Gulgastrura reticulosa*	*Hypogastrura dolsana*	*Onychiurus gangjinensis*	*Crossodonthina koreana*
PGI	N	134	114	52	65	44	52	50
	a						0.615	
	b					1.000		
	c						0.366	
	d							0.510
	e	0.989						
	f		0.079					
	g						0.019	
	h							0.080
	i				1.000			
	j							0.250
	k		0.908					
	l	0.011						
	m							0.160
	n		0.013					
	o			0.587				
	p			0.413				
G6PD I	N	14	25	42	70	40	40	28
	a					1.000		
	b							0.214
	c	0.071	0.800					
	d							0.786
	e			1.000				
	f	0.929	0.200					
	g						1.000	
	h				1.000			
G6PD II	N	27	28	50	56	54	53	43
	a					1.000		
	b							1.000
	c						0.396	
	d	0.852	0.571	0.440				
	e						0.604	
	f	0.148	0.429	0.560				
	g				1.000			
MPI	N	21	17	24	23	27	30	31
	a							0.242
	b	1.000						
	c							0.355
	d					0.333		
	e							0.403
	f					0.204		
	g		1.000					
	h			0.146				
	i					0.463		

Table 3. Continued

Locus	allele \ Taxa	*Tomocerus kinoshitai*	*Homidia koreana*	*Isotoma choi*	*Gulgastrura reticulosa*	*Hypogastrura dolsana*	*Onychiurus gangjinensis*	*Crossodonthina koreana*
	j						0.267	
	k			0.854				
	l				1.000			
	m						0.550	
	n						0.183	
ALP	N	18	60	13		80	45	7
	a	0.500						
	b	0.500						
	c		0.050					
	d		0.950					
	e					0.475		
	f			0.923				
	g						1.000	
	h					0.500		
	i			0.077				
	j							1.000
	k					0.025		
ACP	N	13	74	5	18	25	15	21
	a			1.000				
	b				1.000			
	c							0.619
	d						1.000	
	e					0.180		
	f	0.538						
	g					0.620		
	h							0.381
	i		0.973					
	j	0.462						
	k					0.200		
	l		0.027					
LAP I	N	15	16	31	29	35	30	10
	a				0.086			
	b							0.550
	c	1.000						
	d							0.450
	e				0.914			
	f			1.000				
	g		0.188					
	h						1.000	
	i					0.671		
	j		0.812					
	k					0.329		
LAP II	N					25		
	a					0.500		

Table 3. Continued

Locus	allele \ Taxa	*Tomocerus kinoshitai*	*Homidia koreana*	*Isotoma choi*	*Gulgastrura reticulosa*	*Hypogastrura dolsana*	*Onychiurus gangjinensis*	*Crossodonthina koreana*
	b					0.500		
CAT I	N	22	18	2		71	31	24
	a							1.000
	b						0.113	
	c			1.000				
	d		1.000					
	e	1.000						
	f						0.887	
	g					1.000		
CAT II	N	52		17	22	67	61	33
	a				1.000			
	b							1.000
	c	0.808						
	d					1.000		
	e						1.000	
	f	0.115		1.000				
	g	0.077						
IDH	N	42	78	67	44	24	59	21
	a		0.705					
	b				0.511			
	c		0.295					
	d							0.333
	e			0.896				
	f				0.489			
	g							0.667
	h			0.104				
	i					0.958		
	j	1.000						
	k					0.042		
	l						1.000	
MDH I	N	139	98	79	105	61	85	61
	a							0.049
	b							0.025
	c	0.500						
	d							0.393
	e		0.964	0.013				
	f					0.975		0.025
	g				1.000		0.265	
	h	0.500	0.036					
	i							0.508
	j			0.987				
	k					0.025		
	l						0.676	
	m						0.059	

Table 3. Continued

Locus	Taxa / allele	*Tomocerus kinoshitai*	*Homidia koreana*	*Isotoma choi*	*Gulgastrura reticulosa*	*Hypogastrura dolsana*	*Onychiurus gangjinensis*	*Crossodonthina koreana*
MDH II	N	139	98					
	a		0.995					
	b	0.978						
	c		0.005					
	d	0.022						
MDH III	N	96	37	56	107		58	105
	a	0.026						
	b		0.068					
	c	0.922						
	d						1.000	
	e			0.875				
	f		0.932					
	g				1.000			
	h	0.052						
	i							0.976
	j			0.125				
	k							0.024
ME	N	79	55	86	77	39	51	82
	a		0.282					
	b		0.718					
	c			1.000				
	d	0.873						
	e							0.793
	f						0.745	
	g				1.000	0.128		0.207
	h	0.127						
	i					0.705		
	j					0.167	0.255	
EST I	N	29	26	56	56	41	14	61
	a					0.451		
	b			1.000				
	c	0.396						
	d		0.846					
	e	0.466						
	f					0.549		
	g		0.154					
	h	0.138						
	i						1.000	
	j							0.959
	k				1.000			
	l							0.041
EST II	N	25		8	82	22	12	
	a					0.909		

Table 3. Continued

Locus	allele \ Taxa	*Tomocerus kinoshitai*	*Homidia koreana*	*Isotoma choi*	*Gulgastrura reticulosa*	*Hypogastrura dolsana*	*Onychiurus gangjinensis*	*Crossodonthina koreana*
	b						1.000	
	c	1.000						
	d			1.000				
	e				1.000			
	f					0.091		
MNR I	N	148	93	26	66	60		69
	a							0.297
	b		1.000					
	c							0.616
	d					0.233		
	e			1.000				
	f				1.000			
	g							0.087
	h	1.000						
	i					0.767		
MNR II	N	38	54	23	63	61	57	57
	a							0.632
	b					0.516		
	c				1.000			
	d						1.000	
	e							0.368
	f					0.484		
	g			0.957				
	h	0.184	0.722	0.043				
	i	0.816	0.278					

와 *Tomocerus*는 *CAT II*^{f} 대립인자를 공유하고 있었다. 이처럼 이들 과내의 종들간에 공통대립인자는 적었으며, 따라서 각 종이 속하는 과간에 유전적차이가 크게 나타났다(Table 3, 5).

또한 이들 종에 대해 평균유전적 변이 정도를 비교해 본 결과(Table 4), 분절아목중 톡토기상과에 속하는 4종 중 *G. reticulosa*는 A = 1.2, P = 13.3, $\bar{H}_o$ = 0.052, $\bar{H}_e$ = 0.044로 그 변이 정도가 가장 낮았고, *Hypogastrura dolsana*는 $\bar{A}$ = 1.9, $\bar{P}$ = 29.4, $\bar{H}_o$ = 0.208, $\bar{H}_e$ = 0.279였고, *Onychiurus gangjinensis*는 $\bar{A}$ = 1.6, $\bar{P}$ = 37.5, $\bar{H}_o$ = 0.115, $\bar{H}_e$ = 0.163이였으며 *C. koreana*는 A = 2.2, P = 62.5, $\bar{H}_o$ = 0.137, $\bar{H}_e$ = 0.317로 *C. koreana*의 유전적변이가 가장 높았다. 또한 털보톡토기상과에 속하는 3종 가운데 *I. choi*는 $\bar{A}$ = 1.5, $\bar{P}$ = 35.3, $\bar{H}_o$ = 0.076, $\bar{H}_e$ = 0.111였고, *H. koreana*는 $\bar{A}$ = 1.9, $\bar{P}$ = 62.5, $\bar{H}_o$ = 0.044, $\bar{H}_e$ = 0.195, *T. kinoshitai*는 $\bar{A}$ = 1.8, $\bar{P}$ = 56.5, $\bar{H}_o$ = 0.191, $\bar{H}_e$ = 0.197이였다. 7종 중 유전적변이 정도는 동굴산인 *G. reticulosa*가 가장 낮았고, *C. koreana*가 가장 높았으며, 그 평균은 $\bar{A}$ = 1.7 ± 0.3, $\bar{P}$ = 46.5 ± 18.5, $\bar{H}_o$ = 0.118 ± 0.065, $\bar{H}_e$ = 0.187 ± 0.093이었다.

한편 Prevosti(Wright, 1978)의 유전적차이치(D) 및 Cavalli-Sforza와 Edwards(1967)의 유전적차이치(chord D)(Table 5)를 구하여 이들 D값을 바탕으로 Sneath 및 Sokal(1973)의

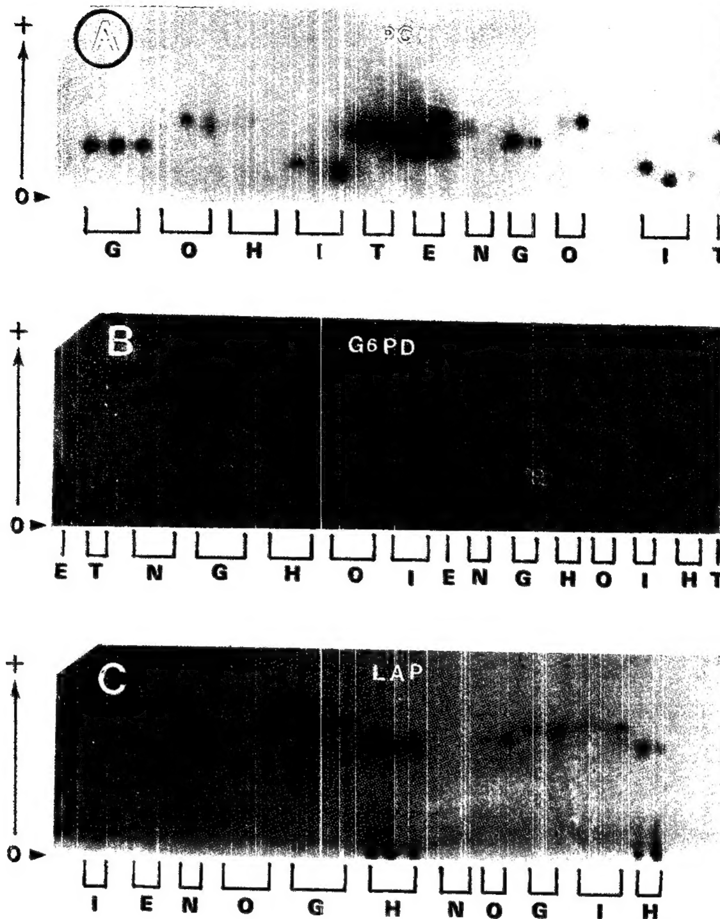


Fig. 1. Electrophoretic patterns of A: PGI, B: G6PD, C: LAP. (Abbrv.: G: *Gulgastrura reticulosa*, O: *Onychiurus gangjinensis*, H: *Hypogastrura dolsana*, N: *Crossodonthina koreana*, I: *Isotoma choi*, E: *Homidia koreana*, T: *Tomocerus kinoshitai*)

방법에 따라 UPGMA로 dendrogram을 작성하였다(Figs. 2, 3). 이 결과 톡토기상과와 털보톡토기상과간에 뚜렷이 분리되었으며, 이 중 톡토기상과에서는 *Gulgastrura*와 *Onychiurus*가 가장 가깝게 유집이 되었고 *Hypogastrura*는 이들과는 유전적차이가 매우 높게 나타났다. 털보톡토기상과는 *Tomocerus*와 *Homidia*가 가장 가깝게 유집되었으며 여기에 *Isotoma*가 유집되었다.

논 의

톡토기목 곤충의 계통분화에 대해서는 종래 진화분류학적인 관점에서 7개의 계통수가 제시된 바 있음은 이미 서론에서 기술한 바 있다. 그 후 Lee(1985)는 혹무늬톡토기과(Family Neanuridae)의 6개 아과로부터 20개의 형태형질을 얻어 분지계통학을 적용하여 계통을 연구한 바 있다. 이어 본 연구 재료에 대해 형태형질에서 28개의 형질을 선택하여 분지분석하였고, 18S rDNA의 완전한 염기서열을 분석하여 과들간의 유연관계를 검토한 것이 있다(Lee *et al.*,

Table 4. Genetic variations on 7 species in families of Collembola (Insecta).

	Mean number of alleles per locus (A)	% of loci polymorphism (P̄)	Mean heterozygosity (H)	
			observed ($\bar{H}_o$)	expected ($\bar{H}_e$)
Tomocerus kinoshitai	1.8	56.5	0.191	0.197
Homidia koreana	1.9	62.5	0.044	0.195
Isotoma choi	1.5	35.3	0.076	0.111
Gulgastrura reticulosa	1.2	13.3	0.052	0.044
Hypogastrura dolsana	1.9	29.4	0.208	0.279
Onychurus gangjinensis	1.6	37.5	0.115	0.163
Crossodonthina koreana	2.2	62.5	0.137	0.317
MEAN ± SD	1.7 ± 0.3	46.5 ± 18.5	0.118 ± 0.065	0.187 ± 0.093

Table 5. Cavalli-Sforza and Edwards' (1967) chord distance coefficients (above diagonal) and Prevosti (1978) genetic distance coefficients (D)(below diagonal) among 7 species of 6 families.

	Tom	*Hom*	*Iso*	*Gul*	*Hyp*	*Ony*	*Cro*
Tomocerus kinoshitai		65.625	70.687	76.000	76.000	76.000	76.000
Homidia koreana	0.816		70.882	76.000	76.000	76.000	76.000
Isotoma choi	0.882	0.820		76.000	76.000	76.000	76.000
Gulgastrura reticulosa	0.868	0.816	0.842		74.569	73.941	74.180
Hypogastrura dolsana	0.921	0.868	0.895	0.835		75.175	74.724
Onychiurus gangjinensis	0.897	0.845	0.871	0.804	0.862		76.000
Crossodonthina koreana	0.895	0.842	0.868	0.805	0.860	0.845	

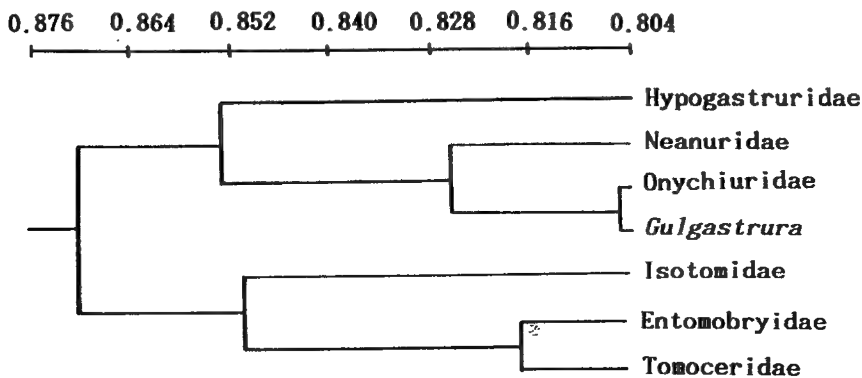


Fig. 2. Dendrogram of seven species in six families of Collembola (Insecta) investigated based on Prevosti's (Wright. 1978) genetic distance coefficients.

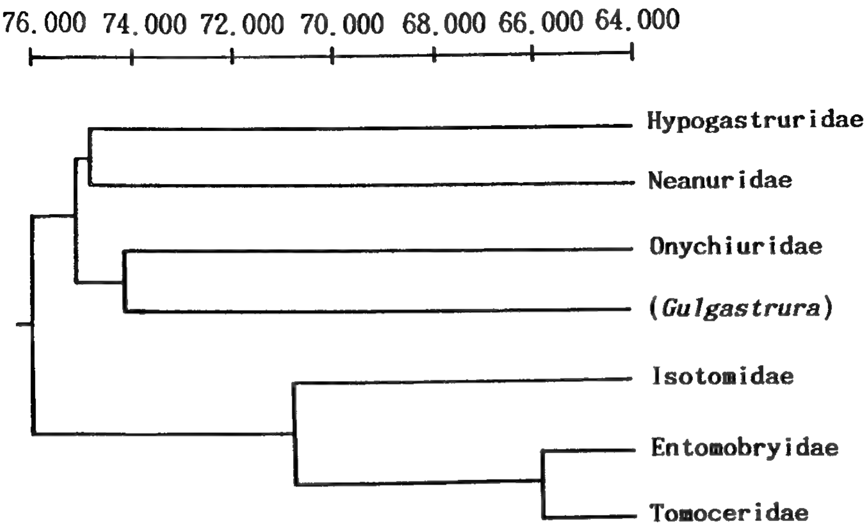


Fig. 3. Dendrogram of seven species in six families of Collembola (Insecta) investigated based on Cavalli-Sforza and Edwards' (1967) chord distance coefficients from allozyme data.

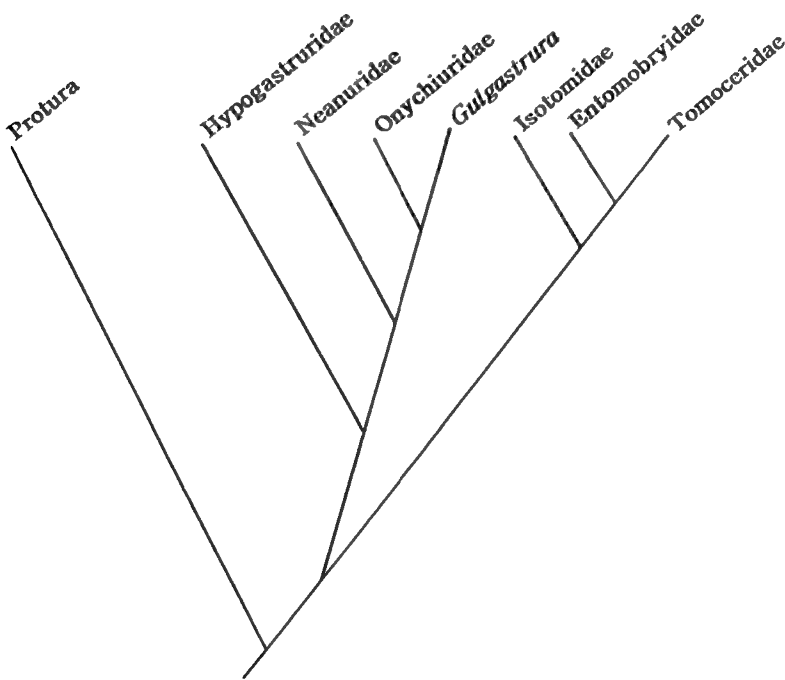


Fig. 4. General cladogram of Collembola Arthropleona groups based on morphological, 18S rDNA and allozymic data.

1995).

한편 전기영동방법은 속, 종이나 개체군 수준에서 이들의 유연성이나 차이를 구명하는데는 효과적이나, 상위범주에 속하는 분류군의 유연관계를 알아보는데는 대체로 좋은 수단이 되지 못한

다. 그렇지만 상위범주에 속하는 분류군의 경우도 전기영동 자료를 다른 생화학적인 증거와 같이 사용할 때 중요한 가치를 가진다는 것이 알려져 있다(Avise and Kitto, 1973; Avise, 1974). 따라서 본 연구에서는 전기영동 결과 얻은 자료를 분석하고, 이미 시행한 형태 및 18S rDNA 분석 결과와 비교 분석하여 그 일치성 여부를 알아보고 이 모든 결과를 바탕으로 가장 타당성 있는 계통수를 작성하고자 하였다. 먼저 톡토기목의 털보톡토기상과에 속하는 과의 종들에 대해 유전자분석을 하여 각 종들의 유전적변이 정도를 알아보고, 분절아목 전체에 속하는 과들간의 유연관계를 조사하였다. 각 종들의 평균 유전적 변이 정도(Table 4)는 *G. reticulosa*가 $\bar{A}$ = 1.2, $\bar{P}$ = 13.3%, $\bar{H}_o$ = 0.052 및 $\bar{H}_e$ = 0.044로 가장 낮아 일반적으로 동굴산 생물은 유전적변이성이 감소한다는 이론적 해석(Barr, 1968; Poulson and White, 1969; Laing *et al.*, 1975; Cockley *et al.*,1976; Giuseffi *et al.*, 1978)과 일치한다. 이는 동굴이라는 제한된 환경에서 심한 병목현상(bottle necking)의 결과로 유전적 변이 축적 기회가 적었기 때문으로 생각된다. 이와는 달리 *C. koreana*의 경우 $\bar{A}$ = 2.2, $\bar{P}$ = 62.5%, $\bar{H}_o$ = 0.137 및 $\bar{H}_e$ = 0.317로 재료종 가운데 가장 높은 유전적 변이를 나타냈는데 이것은 혹무늬톡토기과는 다른 재료종보다 한국전역에 광범위하게 서식하므로 이에 필요한 높은 적응성을 뒷받침하는 유전적 잠재력의 표현으로 해석된다. 이들 7종에 대한 평균은 $\bar{A}$ =1.7 ± 0.3, $\bar{P}$ = 46.5 ± 18.5, $\bar{H}_o$ = 0.118 ± 0.065 및 $\bar{H}_e$ = 0.187 ± 0.093이었으며, 이 값은 초파리(*Drosophila*)의 평균 이형접합자빈도 0.157 ± 0.009와 다른 곤충의 경우 0.170 ± 0.027(Ayala *et al.*, 1972; Selander and Kaufman, 1973)과 비교해 볼 때 거의 비슷한 값을 보여주었다.

한편 유전적차이값으로 dendrogram을 작성한 결과 톡토기목 중 분절아목은 크게 2개의 subgroup으로 분리되었으며 이는 지금까지 Börner(1901)에 의해 털보톡토기상과와 톡토기상과로 분류해왔던 분류체계와 일치하는 것이다. 이중 털보톡토기상과의 경우에는 털보톡토기과와 가시톡토기과가 가까운 유연관계를 나타내 Paclt(1956), Cassagnau(1971) 및 Massoud(1976)의 분류체계와 일치하였다. 그러나 톡토기상과에 속하는 종들 중 *G. reticulosa*는 이들이 종래 소속되었던 보라톡토기과의 종과는 유전적차이치도 매우 클 뿐 아니라, dendrogram 결과도 이들 과는 가장 멀리 떨어져 있어 종래에 같은 과에 소속시킨 잠정적인 분류(Yosii, 1966)를 부정하게 되었다. 아울러 이 종과 가장 가깝게 유집되는 어리톡토기의 종과도 유전적으로 큰 차이를 보이므로 어리톡토기과로 부터도 분리되어 분화된 별개의 과일 가능성이 높은 것으로 보인다. 지금까지의 분석 결과 각 과에 속하는 종들간의 유전적차이치가 너무 커서 신뢰도가 낮기는 하지만 분류군들 사이의 유연관계는 이미 시행한 형태형질 분석 및 18S rDNA분석 결과와도 거의 일치하고 있다.

이 모든 결과를 바탕으로 작성된 분지도는 Fig. 4와 같으며 분절아목을 털보톡토기상과와 톡토기상과로 분류한 Börner(1901)의 분류체계는 매우 타당성이 있음이 밝혀졌다. 아울러 털보톡토상과 중 가시톡토기과는 마디톡토기과 보다는 털보톡토기과와 유연관계가 가깝고, 톡토기상과 중 보라톡토기과는 어리톡토기과 보다 혹무톡토기과와 유연관계가 가까우나 전기영동의 결과에 의해서도 알 수 있듯이 이들의 유전적차이값이 아주 커서 이들을 별개의 과로 독립시킨 분류체계가 타당성이 있는 것으로 생각된다. 한편 *G. reticulosa*는 앞의 여러 경우에서 이미 지적했듯이 별개의 과로 독립시켜야 한다고 생각된다.

효소유전자의 전기영동 분석은 보통 개체군 수준에서 실시하였으며(Dallai *et al.*, 1983; Fanciulli *et al.*, 1985, 1986a, b, 1991; Lee *et al.*, 1984, 1985), Lee와 Park(1991)이 털보톡토기과(Family Entomobryidae)에 속하는 6종과 가시톡토기과(Family Tomoceridae) 1종, 전체 7종(모두 9개체군)에 대해 일반형태형질 및 전기영동의 결과로 유연관계를 검토한 바 있다. 그러나 본 연구에서는 더 나아가 전기영동의 결과 뿐 아니라 일반형태형질 및 18S rDNA

의 결과를 적용함으로써 종합적인 결론을 유도하였다.

참고문헌

Avise, J.C., 1974. Systematic value of electrophoretic data. Syst. Zool., **23**(4): 465-481.

Avise, J.C. and G.B. Kitto, 1973. Phosphoglucose isomerase gene duplication in the bony fishes: an evolutionary history. Biochem. Genet., **8:** 113-132.

Ayala, F.J., J.R. Powell, M.L. Tracey, C.A. Mourao and S. Perez-Salas, 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group IV. Genetic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. Genetics, **70:** 113-139.

Barr, T.C., 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. Evol. Biol., **2:** 35-102.

Börner, C., 1901. Vorlaufige Mitteilung über einige neue Aphorurinen und zur Systematik der Collembola. Zool. Anz., **23:** 1-15.

Cassagnau, P., 1971. La phylogénie des Collemboles à la lumière des structures endocrines rétrocérébrales. I. Sym. Intern. Zoolfilog. Univ. Salamanca, pp.333-349.

Cavalli-Sforza, L.L. and A.W.F. Edwards, 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. Evolution, **21:** 550-570.

Christiansen. K. and P. Bellinger, 1980. The Collembola of North America. Grinnel College, **3:** 785-1027.

Cockley, D.E., J.L. Gooch and D.P. Weston, 1976. Genetic diversity in cave-dwelling crickets (*Ceuthophilus gracilipes*). Evolution, **31:** 313-318.

Dallai, R., V. Sbordoni, M.C. Sbordoni and E. de Matthaeis, 1983. Chromosome and enzyme diversity in some species of Neanuridae (Collembola). Pedobiologia, **25:** 301-311.

Fanciulli, P.P., R. Dallai and R. Petrucci, 1985. A preliminary study on enzyme diversity in *Tetrodontophora bielanensis* (Waga) (Insecta, Collembola). Rev. Ecol. Biol. Sol., **22**(4): 483-495.

Fanciulli, P.P., R. Dallai and R. Petrucci, 1986a. Chromosomal and isozymic analysis in three populations of *Lathriopyga longiseta*. In: "2nd International Seminar on Apterygota" (Ed. R. Dallai). Siena, pp. 203-210.

Fanciulli, P.P., R. Dallai and R. Petrucci, 1986b. Enzymatic polymorphism in geographically isolated populations of *Thaumanura ruffoi*. In:"2nd International Seminar on Apterygota" (Ed. R. Dallai). Siena, pp. 197-202.

Fanciulli, P.P., F. Frati, R. Dallai and J. Rusek, 1991. High genetic divergence among populations of *Tetrodontophora bielanensis* (Insecta, Collembola) in Europe. Rev. Ecol. Biol. Sol., **28**(2): 165-173.

Giuseffi, S., T.C. Kane and W.F. Duggleby, 1978. Genetic variability in the Kentucky cave beetle *Neaphaenops tellkampfii* (Coleoptera: Carabidae). Evolution, **32**(3): 679-681.

Laing, C., G.R. Carmody and S.B. Peck, 1975. Population genetics and evolutionary biology of the cave beetle *Ptomaphagus hirtus*. Evolution, **30:** 484-498.

Lee, B.-H., 1977. The study of Collembola fauna of Korea. IV. The family Isotomidae (Insecta), with description of five new species. Pacific Insects, **17**(2-3): 155-169. Honolulu, U.S.A.

Lee, B.-H., 1985. Cladistic analysis of Neanuridae (Collembola) using character weighted and character unweighted approaches. Korean J. Syst. Zool., **1:** 3-20.

Lee, B.-H. and W.K. Lee, 1981. A taxonomic study of soil microarthropods with reference to *Homidia* (Collembola) and *Oribatei* (Acari). Ann. Rep. Biol. Res., **2:** 129-140.

Lee, B.-H., W.K. Lee and H.R, Kim, 1984. A systematic investigation of Korean Tomoceridae (Collembola). Kor.

J. Entomol., **14:** 5-17.

Lee, B.-H., Y.J. Kim, H.Y. Yang and K.-H. Park, 1985. A systematic investigation of Korean Entomobryidae (Collembola). Kor. J. Entomol., **15**(2): 7-16.

Lee, B.-H. and K.-H. Park, 1991. A systematic study of Korean Entomobryidae (Collembola, Insecta) based on cladistic analysis of phenotypic and allozyme data. Kor. J. Zool., **34(**2): 265-288.

Lee, B.-H. and J.-T. Kim, 1995. Two new species of Collembola(Insecta) from Korea. Kor. J. Entomol., **25**(2): 135-138.

Lee, B.-H., U.W. Hwang, W. Kim, K.-H. Park and J.-T. Kim, 1995. Phylogenetic study of the suborder Arthropleona (Insecta: Collembola) based on morphological characters and 18S rDNA sequence analysis. Polskie Posmo Entomologiczne, **64:** 261-277.

Lubbock, Sir John, 1870. Notes on the Thysanura. Part IV. Trans. Linnean Soc. London, **27:** 277-297.

Massoud, Z., 1976. Essai de synthèse sur la phylogénie des Collemboles. Rev. Ecol. Biol. Sol., **13:** 241-252.

Maynard, E.A., 1951. A monograph of the Collembola or Springtail Insects of New York State. Comstock Publ. Comp., Inc. Cornell Univ. Ithaca, New York, 339 pp.

Paclt, J., 1956. Biologie der primär flügellosen Insekten. Jena, 258 pp.

Poulson T.L. and W.B. White, 1969. The cave environment. Science, **165**(3897): 971-980.

Rohlf, F.J., 1990. NTSYS (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System) - pc version 1.60 manual. New York State Univ., U.S.A.

Salmon, J.T., 1964. An index to the Collembola, vol.I-II. Royal Soc. New. Zeal., Wellington, Bull., **7:** 1-144, 145-644.

Selander R.K., M.H. Smith, S.Y. Yang, W.E. Johnson and J.B. Gentry, 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). Studies in Genetics VI. Univ. Texas, **7103:** 49-90.

Selander, R.K. and D.W. Kaufman, 1973. Genetic variability and strategies of adaptation in animals. Proc. Nat'l. Acad. Sci., **70:** 1875-1877.

Sneath P.H.A. and R.R. Sokal, 1973. Numerical taxonomy : the principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 573 pp.

Tömösvary, Ö., 1882. Adatok Hazănk Thysanura-faunájához. Math. Term, Közlem, Magyar Ak., **18:** 119-130.

Uchida, H., 1971. Tentative key of the Japanese genera of Collembola in relation to the world genera of this order. I. Sci. Rep. Hirosaki Univ., **18:** 64-76.

Womersley, H., 1933. Preliminary account of Collembola-Arthropleona of Australia. Part I. Superfamily Poduroidea. Trans. Proc. Roy. Soc. South Australia., **57:** 48-71.

Wright, S., 1978. Evolution and the genetics of populations, vol. 4. Variability within and among natural populations. U. Chicago Press. Chicago.

Yosii, R., 1954. Springschwänze des Ozé-Naturschutzgebietes. Sci. Res. Oze. Moor. Tokyo, pp. 777-830.

Yosii, R., 1961. Phylogenetische Bedeutung der chaetotaxie bei den Collembolen. Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ., 37 pp.

Yosii, R., 1966. Results of the Speleological survey in South Korea 1966. IV. Cave Collembola of South Korea. Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo, **9**(4): 541-561.

Yosii, R., 1977. Critical check list of the Japanese species of Collembola. Cont. Biol. Lab. Kyoto Univ., **25(**2): 141-170.

Yosii, R. and C.E. Lee, 1963. On some Collembola of Korea with notes on the Genus *Ptenothrix*. Contr. Biol.

Lab. Kyoto Univ., **15:** 1-37.

RECEIVED: 17 June 1996
ACCEPTED: 29 July 1996

Phylogeny and Speciation of Entomobryoidea (Collembola, Insecta) from Korea

Kyung-Hwa Park, Jin-Tae Kim and Byung-Hoon Lee
(Faculty of Biological Sciences, Chŏnbuk National University, Chŏnju 561-756, Republic of Korea)

ABSTRACT

In order to understand affinities and phylogeny of three families of the Superfamily Entomobryoidea allozyme analysis was performed with three species presumably representing each family, in additon to four species belonging to the neighboring Superfamily Poduroidea together. Electrophoresis for this purpose produced data for calculating allele frequency and enabled to obtain genetic distance and to depict dendrograms as well. The species of Isotomidae, Entomobryidae and Tomoceridae were clustered together whereas those of Hypogastruridae, Onychiuridae and Neanuridae were grouped as monophylies, respectively. Even though Tomoceridae and Entomobryidae were brought together they are considered complete families by showing high genetic distance value between them, thus supporting the hypothesis on their affinity among others. *Gulgastrura reticulosa* has been revealed to be separated from Hypogastruridae by being clustered rather with Onychiuridae. However, its high genetic distance value suggests the status as an independent family. The present result agreed with the phylogeny of Suborder Arthropleona divided into two Superfamilies mentioned above as in conventional systematics and also when compared with analysis of data of their morphological characters as well as 18S rDNA performed and published elsewhere by the present writers.